HETEROMORFISMO CRIPTICO EN LAS SEMILLAS RECALCITRANTES DE TRES ESPECIES ARBOREAS DE LA SELVA TROPICAL HUMEDA DE VERACRUZ, MEXICO.

Criptic Heteromorphism in the Recalcitrant Seeds of Three Arboreal Species from the Tropical Rain Forest of Vera Cruz, Mexico.

C. E. Puchet y C. Vázquez-Yanes
Departamento de Ecología, Instituto de Biología, Apartado 70-233, Ciudad Universitaria, 04510 México D. F.

ABSTRACT

Three species of trees with different levels of abundance in a patch of mature forest were selected: Nectandra ambigens, Cymbopetallum baillonii and Couepia polyandra. Their seeds were studied individually to determinate the length, width, thickness, wet and dry weight and humidity content. Also final percentage and speed of germination. The seeds showed considerable variability within and between individual trees (criptic heteromorphism). The morphological variability does not show a clear relationship with the germination data.

INTRODUCCION

El polimorfismo somático o heteromorfismo de las semillas se caracteriza por la producción en una misma planta de dos o más tipos de semillas que pueden diferir de modo tajante en forma, tamaño y comportamiento por lo que respecta a dispersión, latencia y germinación (Venable, 1985). Este tipo de heteromorfismo es frecuente entre las especies ruderales y en anuales de zonas áridas y semiáridas; en cambio, el heteromorfismo críptico entendido como la forma y comportamiento variable de las semillas que se presenta en forma gradual, es un fenómeno mucho más frecuente en la naturaleza que abarca especies de plantas de muy diversos medios y ciclos de vida (Silvertown, 1984). El heteromorfismo marcado puede ser el producto de un heteromorfismo floral y está condicionado geneticamente, en tanto que el heteromorfismo críptico puede originarse por las diferentes condiciones de desarrollo de las semillas que se dan dentro de un fruto, entre diferentes ramas o entre diferentes microambientes, aunque no puede descartarse la posibilidad de que parte del heteromorfismo críptico sea también condicionado por factores hereditarios.

Las semillas de muchos árboles tropicales presentan una variabilidad considerable en tamaño y contenido de humedad, tanto en las semillas producidad sincronicamente por los árboles de una especie en la misma comunidad, como dentro de la cosecha de un solo individuo (Janzen, 1977a, 1977b, 1978; Foster, 1986).

Por lo que respecta a la germinación de las semillas, la mayoría de las especies arbóreas de las selvas húmedas tropicales tienden a presentar una germinación rápida y practicamente simultánea después de la diseminación (Vazquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1984), aunque también existen muchas especies que tienen una germinación gradual que se prolonga varios meses (Ng, 1980), lo que indudablemente es una forma de heteromorfismo.

La gran mayoría de las especies de semillas de las selvas humedas son recalcitrantes (Roberts, 1973); o sea, de talla grande, alto contenido de humedad, alta tasa respiratoria, poca tolerancia a las bajas temperaturas y limitadas posibilidades de resistir el almacenamiento. La latencia de estas semillas es corta o practicamente inexistente, ya que por lo general la germinación se inicia poco despues de la dispersión. Es posible que en algunos casos la talla grande y el alto contenido de humedad contribuyan substancialmente a amplificar la variabilidad en masa y que no se refleje en los valores del peso seco.

El heteromorfismo críptico de las semillas es un aspecto de la biología reproductiva que puede tener implicaciones ecológicas, por su relación con el establecimiento y la regeneración de las poblaciones; por ello, se decidió evaluar la importancia de esta variación en algunas especies de árboles tropicales.

MATERIALES Y METODOS

La recolección de las semillas se efectuó en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" en el Estado de Veracruz, México, perteneciente a la Universidad Nacional Autónoma de México. La vegetación y el ambiente del lugar son conocidos con relativo detalle (Gómez-Pompa y Del Amo, 1985).

Se escogieron tres especies del estrato medio y superior de la selva, que presentan tres niveles de abundancia: una especie muy abundante considerada como dominante del estrato alto: Nectandra ambigens (Blake) C.K.Allen (Lauraceae), una especie de abundancia intermedia del estrato medio y alto: Cymbopetalum baillonii R.E. Fries (Annonaceae) y una especie escasa del estrato medio: Couepia polyandra (H.B.K.) Rose (Rosaceae).

Los parámetros medidos fueron: longitud, anchura, grosor, pesos en fresco y seco, contenido en humedad de las semillas, así como el porcentaje y velocidad de germinación a temperatura constante y fluctuante. Para conocer la variabilidad intra e inter-individual de cada parámetro, cada semilla se individualizó para su estudio.

En el campo se localizaron tres árboles maduros de cada especie fructificando simultaneamente, dentro de un área homogénea de 5 ha. Los frutos maduros fueron recolectados al momento de la disemina-

ción de las semillas, durante los meses de junio a septiembre de 1986. Cada semilla fué despojada de los restos del fruto y lavada antes de asignarle su número correspondiente. Se eliminaron las defectuosas y parasitadas.

En los laboratorios de la Ciudad de México, se obtuvo el peso fresco después de estabilizar su contenido de humedad manteniéndolas a 75.5 % de humedad relativa durante cinco días. Se tomó una muestra al azar de 100 semillas por árbol para obtener el peso en seco y el contenido en humedad, para lo cual las semillas se desecaron durante 48 horas en un horno a 80º C. Debido al efecto destructivo de esta determinación, esta parte de la muestra no se empleó en pruebas de germinación.

Las semillas de cada árbol se dividieron en lotes de 200 semillas cada uno, para efectuar las pruebas de germinación en dos condiciones de temperatura diferente, empleando para ello dos cámaras de crecimiento con luz combinada (incandescente y fluorescente), 12 horas de fotoperiodo y humedad a saturación. Las temperaturas fueron en un caso 25º C constantes y en el otro una fluctuación de 25º a 30º C en 24 horas, para reflejar la estabilidad térmica del suelo de la selva intacta y la fluctuación que ocurre en los claros pequeños y las orillas (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1982).

En las pruebas de germinación las semillas reposaron en un lecho de agar (1%) en agua destilada, en cajas de plástico transparente incoloro. Se determinó el tiempo transcurrido hasta la germinación de la primera semilla de cada árbol (tiempo de latencia) y la velocidad de germinación usando la ecuación de Kotowski (en Comê, 1978) y el porcentaje final de germinación.

Se utilizó la prueba estadística de "t" para comparar los valores morfológicos de árboles diferentes y la prueba de "semejanza entre porcentajes" para los datos de germinación. Para establecer el significado de la variabilidad de la respuesta germinativa, en relación con la variabilidad morfológica, se calcuraron los coeficientes de correlación (r) pertinentes.

RESULTADOS

En la tabla 1, se presentan los datos de los parámetros mofológicos. En _N. ambigens_ , la prueba ("t") indica que las diferencias son significativas entre los árboles 1 y 2, 1 y 3. No lo son entre 2 y 3, para todos los valores.

En _C. baillonii_ , hay diferencias significativas entre todos los valores, salvo el contenido de humedad, que es diferente entre los árboles 1 y 2, 2 y 3, pero no entre 1 y 3.

En _C. Polyandra_, hay diferencias significativas para todos los valores, salvo el grosor, que es diferente solo entre 1 y 2, 1 y 3.

Nectandra ambigens

	A	B	C	D	E	F
Arbol 1	2.31(0.15)	1.47(0.11)	1.41(0.10)	2.70(0.73)	1.25(0.42)	54.57(5.28)
Arbol 2	2.48(0.34)	1.62(0.12)	1.55(0.12)	3.68(0.95)	1.85(0.53)	49.94(3.71)
Arbol 3	2.45(0.30)	1.64(0.12)	1.57(0.11)	3.63(0.92)	1.80(0.50)	50.78(3.50)
Mínimo G.	1.45	1.20	1.15	1.21	0.33	44.92
Máximo G.	3.10	1.95	1.85	6.29	3.35	70.16
M. V. ind.	1.76	1.45	1.45	3.92	2.48	1.25
M. V. col.	2.14	1.62	1.61	5.17	8.41	1.56

Cymbopetallum baillonii

	A	B	C	D	E	F
Arbol 1	1.61(0.11)	0.92(0.06)	0.60(0.06)	0.67(0.06)	0.47(0.05)	33.76(3.43)
Arbol 2	1.42(0.13)	0.86(0.08)	0.49(0.06)	0.44(0.04)	0.30(0.03)	31.06(2.09)
Arbol 3	1.49(0.13)	0.94(0.08)	0.55(0.09)	0.47(0.04)	0.31(0.04)	33.58(3.84)
Mínimo G.	1.00	0.70	0.40	0.27	0.16	27.23
Máximo G.	1.80	1.10	0.80	0.77	0.52	46.78
M. V. ind.	1.51	1.39	1.70	1.96	2.21	1.56
M. V. Col.	1.80	1.57	2.00	2.84	3.24	1.72

Couepia polyandra

	A	B	C	D	E	F
Arbol 1	2.54(0.21)	1.28(0.09)	1.27(0.10)	2.74(0.43)	1.45(0.24)	46.94(1.55)
Arbol 2	2.93(0.29)	1.50(0.13)	1.41(0.10)	4.50(0.85)	2.47(0.49)	45.05(1.23)
Arbol 3	3.36(0.29)	1.38(0.11)	1.28(0.09)	4.26(0.72)	2.14(0.38)	49.70(2.62)
Mínimo G.	2.00	1.10	1.10	1.72	0.93	42.43
Máximo G.	3.90	2.00	1.65	6.70	3.71	61.36
M. V. ind.	1.54	1.54	1.45	2.34	2.48	1.25
M. V. col.	1.95	1.82	1.50	3.89	3.96	1.45

Tabla 1 .- Valores morfológicos obtenidos para los tres árboles de cada especie. Se indica (entre paréntesis)la Desviación Standard. Mínimo G. y Máximo G. son los valores extremos de cada parámetro en semillas que germinaron. M. V. ind. es la media de la magnitud de variación (fold variation)de los tres árboles. M. V. col. es la magnitud de la variación colectiva o del total de las semillas. A.- longitud, B.- anchura, C.- grosor, D.- peso fresco, E.- peso seco (ambos en gr), F.- contenido en humedad (%). Todas las longitudes en cm.

	Temperatura:		Constante			Fluctuante		
	Parámetro:		%	V.	TL.	%	V.	TL.
N. ambigens:	árbol	1--	98	87	26	92	75	21
		2--	98	45	77	90	83	23
		3--	90	103	23	90	37	69
C. baillonii:	árbol							
		1--	95	5	22	93	38	35
		2--	95	5	19	98	16	18
		3--	94	7	13	95	26	22
C. polyandra:	árbol							
		1--	-	-	-	64	5	17
		2--	-	-	-	46	11	17
		3--	-	-	-	29	10	21

Tabla 2.- Porcentaje de germinación final(%), velocidad de geminación a partir de la germinación de la primera semilla (V.) y tiempo de latencia antes de la germinación de la primera semilla (TL.), en condiciones de temperatura constante (25^{o}) y fluctuante (25^{o} - 35^{o} C).

La taba 2 contiene los resultados obtenidos en las pruebas de germinación. La comparación de porcentajes solo muestra diferen - cias significativas entre los árboles 1 y 3 de C. polyandra a temperatura fluctuante; sin embargo, los resultados de velocidad de germinación y algunos de tiempo de latencia si difieren considerablemente en N. ambigens, sín que se den en un patrón claro. En el caso de C. baillonii, la fluctuación de temperatura retarda la germinación y reduce la velocidad a la que esta ocurre.

Los datos de C. polyandra a temperatura constante se perdieron por un problema técnico cuando la germinación ocurría normalmente.

Los coeficientes de correlación, cuya magnitud fué de -0.5 a +0.03 no parecen indicar que exista una relación entre los valores de dimensiones y pesos de las semillas con su capacidad para germinar a diferente velocidad, por lo que no se incluyen aquí. Numerosos datos complementarios y cálculos tampoco se incluyen en este artículo (Puchet, 1986).

DISCUSION

En esencia, los resultados obtenidos indican que existe una considerable variación dentro y entre árboles de las tres especies, por lo que respecta a los parámetros morfológicos medidos. Esta variación no presenta relación con la germinación en dos condiciones diferentes de temperatura.

El contenido de humedad podría estar relacionado con el tiempo de latencia, dado el diferente grado de hidratación inicial que se observa en las semillas, pero se requeriría de un planteamiento experimental diferente para concluír algo al respecto. En un expe-

experimento posterior será aconsejable separar primero las semillas en categorías definidas de peso y tamaño y a partir de ellas realizar las pruebas de germinación para detectar si existe alguna correlación entre germinación, talla y peso no detectada aquí. Dicho experimento requeriría de un número inicial de semillas mucho mayor, para obtener una cantidad representativa y suficiente de cada categoría.

Al contrario de lo esperado inicialmente, el peso seco resultó ser el parámetro más variable, lo cual indica que las diferencias de talla y peso reflejan principalmente variaciones en el volumen de las reservas, del embrión y/o el grosor de los tegumentos, amplificadas por el contenido en humedad. Las plántulas resultantes de la germinación de estas semillas deben de contar con recursos iniciales distintos para comenzar a crecer. Esto puede determinar que se originen plántulas de diferente talla y posibilidades de sobrevivencia, dependiendo esto último de las condiciones del microambiente al que sean transportadas por los diseminadores. Posiblemente esta variabilidad incremente las posibilidades del establecimiento en un ambiente heterogeneo (Janzen, 1977b).

En terminos generales, la variación de los pesos de las semillas dentro de un mismo individuo puede interpretarse como una adaptación que da lugar a la producción de una lluvia de semillas más hómogénea durante la dispersión, ya que las semillas de diferente peso teoricamente podrían recorrer distancias distintas, en comparación con lo que ocurriría con semillas de pesos más constantes (Janzen, 1977a, 1978).

Por último, no puede descartarse la posibilidad de que la variabilidad esté relacionada con algún mecanismo de escape a la predación, aunque también es muy posible que la variabilidad observada solo sea el reflejo de las diferentes condiciones de desarrollo de las semillas en la copa de los árboles y en los diferentes microambientes y que en la realidad no tenga ningún valor adaptativo.

La germinación de N. ambigens no se produce simultaneamente sino en forma escalonada, lo que puede considerarse como un polimorfismo germinativo no asociado a un heteromorfismo de talla de las semillas (Silvertown, 1984).

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen las facilidades prestadas por la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" (UNAM.) para la realización de este trabajo. Al Biol. Guillermo Ibarra su inapreciable ayuda en la identificación de los árboles y recolección de semillas. Debe también reconocerse el generoso apoyo financiero del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (México) a través de la financiación de la compra de cámaras de crecimiento y otros apoyos. Por último, también el apoyo de la Dirección General del Personal Aca-

démico de la UNAM.

BIBLIOGRAFIA

Comê, D. 1968. Problèmes de terminologíe posés par la germination et ses obstacles. Bull. Soc. Franç. Physiol. Végét. 14: 3-9.

Foster, S. A. 1986. On the adaptative value of large seeds for tropical moist forest trees: A review and Synthesis. Bot. Rev. 52: 260-299.

Gómez-Pompa, A. y S. Del Amo (Editores). 1985. Investigaciones sobre la regeneración de selvas en regiones cálido-húmedas de México. Vol. 2. Editorial Alhambra Mexicana, México D. F. 1-393.

Janzen, D. H. 1977a. Variation in seed size within a crop of a Costa Rican Mucuna andreana (Leguminosae). Amer. J. Bot. 64: 347-349.

__________ 1977b. Variation in seed weight in a Costa Rican Cassia grandis (Leguminosae). Trop. Ecol. 18: 177-186.

__________ 1978. Inter and intra-crop variation in seeds weight of Costa Rican Ateleia herbert smithii Pitt. (Leguminosae). Brenesia 14/15: 311-323.

Ng, F. S. P. 1980. Germination ecology of Malaysian woody plants. Malay. Forester 43: 406-437.

Puchet, C. E. 1986. Ecofisiología de la germinación de semillas de algunos árboles de la vegetación madura de la selva de "Los Tuxtlas", Veracruz, México. Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, UNAM. 1-106.

Roberts, E. H. 1973. Predicting the storage life of seeds. Seed Sci. & Technol. 1: 499-514.

Silvertown, J. W. 1984. Phenotypic variety in seed germination behavior: The ontogeny and evolution of somatic polymorphism in seeds. Am. Nat. 124: 1-16.

Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco Segovia 1982. Seed germination of a tropical rain forest tree (Heliocarpus donnell smithii) in response to diurnal fluctuations of temperature. Physiol. Plant. 56: 295-298.

__________ 1984. Ecophysiology of seed germination in the tropical humid forest of the world: a review. En: Mooney, H. A. et al (Editores). Physiological Ecology of Plants from the wet tropics. Dr. W. Junk, The Hague. 37-50.

Venable, D. L. 1985. The evolutionary ecology of seed heteromorphism. Am. Nat. 126: 577-595.